昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, February 2012, 55(2): 183 - 188 ISSN 0454-6296

环纹榕传粉榕小蜂的传粉模式

赵江波[1,2], 彭艳琼[1], 杨大荣[1,*]

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 榕小蜂的传粉结构、传粉行为以及寄主榕树的花药胚珠比是判断榕-蜂互惠系统传粉模式的重要依据。本研究于 2010 年 8 月至 2011 年 6 月对位于云南西双版纳地区的试验样树环纹榕 *Ficus annulata* 进行观察, 对出榕果的环纹榕传粉榕小蜂 *Deilagaon annulatae* 进行电镜扫描和室内显微镜下对其进行行为观察。电镜扫描显示: 环纹榕传粉榕小蜂 *D. annulatae* 位于胸部的花粉筐消失, 具一片可粘附花粉的毛区, 提示其属于被动传粉的种类。传粉行为观察发现, 该蜂没有主动采集花粉的行为, 显然存在的花粉刷已丧失了主动收集花粉的功能。寄主植物环纹榕 *F. annulata* 属于典型的自动散粉让榕小蜂沾附花粉的榕树种类。环纹榕传粉榕小蜂 *D. annulatae* 是西双版纳热带地区已知 58 种传粉榕小蜂中唯一体色为黄色的种类, 该蜂偏爱在低温的夜晚出蜂。除了传粉榕小蜂, 一种金小蜂 *Lipothymus* sp. 也在雌花期进入榕果内繁殖, 并且其数量显著高于环纹榕传粉榕小蜂 *D. annulatae* ($P < 0.0001$)。自然单果的繁殖中, 环纹榕传粉榕小蜂的数量显著高于种子数量, 呈现出榕-蜂互惠系统中罕见的传粉榕小蜂主导的局面。综合榕-蜂的传粉特征显示, 环纹榕 *F. annulata* 及其传粉榕小蜂 *D. annulatae* 互惠系统是被动传粉的模式。

关键词: 环纹榕传粉榕小蜂; 环纹榕; 传粉; 传粉结构; 传粉行为; 出蜂时间

中图分类号: Q965 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2012)02-0183-06

Pollination pattern of *Deilagaon annulatae* (Hymenoptera: Agaonidae), a pollinator of *Ficus annulata* in Yunnan, southwestern China

ZHAO Jiang-Bo[1,2], PENG Yan-Qiong[1], YANG Da-Rong[1,*] (1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Pollination structure and behavior of fig wasps, and the pollen-ovule (P/O) ratio of their host figs are all important indicators of their pollination mode. Field observation was made on *Ficus annulata* from August 2010 to June 2011 in Xishuangbanna, Yunnan, southwestern China and the pollination structures of *Deilagaon annulatae*, the pollinator of *F. annulata*, were examined through Scanning Electron Microscopes (SEM). The results showed that two pollen pockets disappeared and pollen grains can adhere to the bristles in peristaethium, which are all characteristics of a passive mode. No active pollen collecting behavior was observed under microscope, suggesting that the existing coxal combs have lost the function of actively collecting the pollen. Meanwhile, *F. annulata* is a typical passive pollinated species with a large number of male flowers in each syconium; the P/O ratio is high; and the pollen grains spread when the mature anthers split automatically. Given evidences from both sides, we deduce that the pollination mode of this system is passive. *D. annulatae* is the only fig wasp species reported with yellow body color in Xishuangbanna. They prefer emerging and acting at night when the temperature is low. During the receptive phase, *Lipothymus* sp. is the only non-pollinator that enters the fruit to lay eggs there along with the pollinator, and with much higher abundance. In a syconium, the number of wasp offspring is significantly greater than that of the seeds, showing a rare fig-wasp mutualism system in which fig wasps act as the dominator.

Key words: *Deilagaon annulatae*; *Ficus annulata*; pollination; pollination structure; pollination behavior; emergence time

基金项目: 中国科学院"西部之光"人才培养计划西部博士科研启动资助项目; 国家自然科学基金项目(30970403, 30970439)

作者简介: 赵江波, 男, 1983 年 9 月生, 博士研究生, 从事榕树和榕小蜂协同进化研究, E-mail: insect_fan@sina.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: yangdr@xtbg.ac.cn

收稿日期 Received: 2011-08-28; 接受日期 Accepted: 2011-12-31

榕树常年结果，为兽类、鸟类及其他生物提供了食物来源，是热带雨林中的关键植物类群，对维持热带雨林生态系统中物种多样性有重要作用(许再富，1994；Shanahan *et al*., 2001)。榕树隶属于桑科(Moraceae)、榕属 *Ficus* 植物，其花序为隐头花序，小花着生在一个由花托形成的瓮型腔内壁上，风雨不能为其传粉，只有 2～3 mm 的榕小蜂(膜翅目：小蜂总科：榕小蜂科)能进入隐头花序内为其传粉，繁殖种子，与此同时，传粉榕小蜂将卵产于短柱头雌花子房内并刺激形成瘿花为其孕育后代(Verkerke，1989)。分子证据显示：榕树和传粉榕小蜂间互惠共生的关系起源于距今约9 000万年前的晚白垩纪时期(Rønsted *et al*., 2005)，更确切的化石证据也可以追溯到 3 400 万年前，而且通过比较榕小蜂的化石标本和现在的榕小蜂，认为在过去数千万年中这种互惠关系没有发生大的变化(Compton *et al*., 2010)。

在榕-蜂互惠系统中，有些榕小蜂主动为寄主榕树传粉，有些则是被动的传粉者。当榕果处于雄花期时，榕小蜂发育羽化，主动传粉的榕小蜂雌蜂从瘿花中羽化出来后，将去寻找雄花采集花粉，它们用着生在前足基节上的一排毛(花粉刷)将花粉刷入中胸腹板两侧的花粉筐中，携带花粉离开雄花期榕果，去寻找其他处于雌花期的榕果，进入榕果产卵繁殖小蜂后代的同时也为该榕果内的雌花授粉帮助其繁衍后代。而被动传粉的榕小蜂则没有上述行为，榕小蜂被动传粉的榕树，通常能产生大量花粉，而且花粉均匀散落在果腔内部，羽化后的榕小蜂在果腔内活动就能粘附上大量花粉(Galil and Meiri，1981)。Kjellberg 等(2001)认为从榕树和榕小蜂两者各自的特征均可以判断传粉模式为主动还是被动：从寄主榕树的角度花药胚珠比(pollen-ovule ratio，P/O)是一个重要判断依据，传粉模式为主动传粉的榕树花药胚珠比小于 0.16，而被动传粉的则大于 0.21；从传粉榕小蜂的特征看，花粉刷的有无则是判断榕小蜂传粉模式的重要依据，这里并没有提到花粉筐，证明花粉筐的存在与否与传粉模式并没有关系。

榕小蜂除了雌蜂为寻找新的雌花期榕果会离开其繁殖的榕果外，大部分时间都生活在具有稳定环境的榕果果腔中，故对外界环境的变化极为敏感。在诸多环境因素中，温度和湿度对榕小蜂寿命的影响起决定性作用。Dunn 等(2008)通过比较试验发现，适当地提高环境湿度，能延长榕小蜂 *Pleistodontes imperialis* 成虫的寿命。对于不同种类的传粉榕小蜂，它们对环境温湿度的要求不同，这主要体现在选择离开榕果的出蜂时间上。在适宜的环境条件下出蜂、飞行有利于延长榕小蜂成虫的寿命，从而有利于榕-蜂相遇，繁殖各自后代。Warren 等(2010)对比研究了 *Ficus sycomorus* 榕果内的的 2 种小蜂，发现黄色的传粉榕小蜂 *Ceratosolen arabicus* 在夜间出蜂、飞行，而黑色体色的欺骗性小蜂 *Ceratosolen galili* 则更倾向于在白天出蜂、飞行，在干旱高温的非洲热带地区，传粉榕小蜂夜晚出蜂、飞行可能是躲避白天高温、低湿，提高存活率的一个策略；该研究也显示，夜行的传粉榕小蜂 *C. arabicus* 体色为黄色，白天活动的欺骗性小蜂 *C. galili* 则是黑色，可见传粉榕小蜂体色反映着对环境的适应，与它们的活动节律密切相关。

在西双版纳热带地区，我们研究组共收集到榕树的传粉榕小蜂 58 种，仅发现环纹榕传粉榕小蜂 *Deilagaon annulatae* 的体色是黄色的，其余均为黑色。而且在对其进行形态图片采集的过程中发现，该种传粉榕小蜂的传粉结构极为特殊，并且在西双版纳热带地区，隶属于 *Deilagaon* 属的传粉榕小蜂仅此一种。因此，我们对其活动规律、传粉结构、传粉效率等进行了研究，期望最终揭示该小蜂的传粉特征。

1　材料与方法

1.1　研究材料

环纹榕 *Ficus annulata* Blume 隶属桑科(Moraceae)，榕属 *Ficus*，榕亚属 Subgenus *Urostigma*，榕组 Section *Urostigma*，环纹榕亚组 Subsection *Conosycea*，雌雄同株榕树。自然分布于云南的西双版纳、河口及屏边，生于海拔 500～1 300 m山地林中(张秀实和吴征镒，1998)。在西双版纳热带地区，环纹榕树高 10～25 m，树冠宝塔形，种群密度低，偶尔作为绿化树种被种植于学校、公园内。单株树每年结果 2～3 次，树内花期同步，树间异步。本实验观察采样的 2 株环纹榕样树分别位于西双版纳热带植物园和勐养镇中心小学校园内，树高分别为 4 m 和 10 m，树龄分别为 8 年和 20 年。

环纹榕传粉榕小蜂 *D. annulatae* 隶属榕小蜂科(Agaonidae)，榕小蜂亚科(Agaoninae)，*Deilagaon* 属。雌雄二型，雌蜂体长约 2 mm，体色淡黄，头部颜色较深，产卵器长，触角 11 节。雄蜂无翅，体色

淡黄，头胸大腹部短小，口式为下口式。于2010 年10 月从观测样树上采摘雄花期的榕果，置于 120 目绢纱网袋(20 cm×20 cm)中，待传粉榕小蜂自然羽化，离开榕果进入袋中后，用吸水纸浸入乙酸乙酯，与装有榕小蜂的绢纱网袋一起放置在自封袋内，密封迅速杀死榕小蜂。然后收集传粉榕小蜂，并用 10% 的生理盐水洗涤 3 次，挑选形态和胸部结构完好的雌蜂置于 2% 戊二醛固定液中并放入 4℃冰箱中保存备用。

1.2　环纹榕传粉榕小蜂传粉结构的扫描电镜观察

从冰箱内取出保存的小蜂样品 10 头置于室温下自然解冻，用上海科导超声仪器有限公司生产的超声波清洗器(SK1200H)清洗 30 ~60 s，再用磷酸缓冲液洗涤 3 次，然后经过 50%，75%，95% 和100%乙醇逐级脱水，最后用瑞士 BAL-TEC 公司生产的临界点干燥仪(CPD-303)干燥。处理完毕的样品，在高倍解剖镜下解剖，去除头部和腹部，并去除胸部上的足，仅保留 1 只前足的基节，最终让着生花粉筐和花粉刷的位置显露出来，然后将整理好姿态的样品粘到样品台上，之后整个样品台放入 PECS-682 镀膜仪中进行镀金，最后用荷兰飞利浦公司生产的 Philip XL-30 扫描电子显微镜观察，拍照记录，共观察 5 头环纹榕传粉榕小蜂。

1.3　传粉榕小蜂行为观察

从样树上采集雄花期的榕果 35 个，5 个榕果用于环纹榕传粉榕小蜂采粉行为的观察，30 个用于观察传粉榕小蜂离开榕果的时间。

观察采粉行为时，先将榕果剖成两半，取其中一半置于日本奥林巴斯公司生产的 OLYMPUS-SZX12 体视镜下，在自然光源下观察榕小蜂在果腔内的活动行为，首先定位一些颜色深(有雌蜂)且其壁上有孔(表示已交配)的瘿花，跟踪观察雌蜂从该瘿花爬出一直到离开该榕果期间的活动与行为，观察、记录雌蜂是否有刺破花粉囊及主动采集花粉的行为等。每个榕果跟踪观察 5 头传粉榕小蜂，共观察 25 头雌蜂。

对于观察出蜂时间的榕果则单果放在绢纱网袋内，系紧袋口以防止榕小蜂逃逸，之后每隔 1 h 检查榕果是否出蜂，并记录出蜂时间。观察时间为20:00 –24:00，次日 06:00 再检查一遍。

1.4　环纹榕自然单果收集

采集 30 个即将进入雄花期的环纹榕果，测量果直径大小，单果放入一个 120 目的绢纱网袋中，系紧袋口以防榕小蜂逃逸，将绢纱网袋悬挂于实验室，待榕小蜂自然出蜂，直到不再有榕小蜂从榕果内爬出即开始收蜂。每个果出来的小蜂收集并保存于装有 70% 酒精的塑料瓶中，剖开对应的榕果，将余留在果腔中的小蜂收集一并保存，然后统计榕小蜂的数量和种类，同时统计榕果内雌、雄花的数量，以及发育不良瘿花(榕小蜂死于瘿花里)和败育雌花(没有被产卵和受精的雌花)的数量。而有孔瘿花、不良瘿花、种子、不良种子和败育花的数量总和，即为该榕果内的雌花数量。

1.5　雌花期进蜂种类和数量调查

用解剖刀剖开处于雌花期的环纹榕果，将榕果内小蜂用镊子夹出保存于装有 70% 酒精的塑料瓶中，一个榕果内的小蜂保存在一个瓶中，然后借助 OLYMPUS-SZX12 体视镜鉴定种类，并统计种群数量。

1.6　数据处理与分析

采用单样本 *K-S* 检验对两种小蜂进果数量进行正态性检验，实验数据不符合正态分布，无法采用成组 *t* 检验来分析该实验数据，因此采用非参数检验 Mann-Whitney Test 来完成对两种小蜂进果数量的显著性检验。数据分析方法都是通过 SPSS 15.0 来完成。

2　结果

2.1　环纹榕传粉榕小蜂的传粉结构和行为观察

对环纹榕传粉榕小蜂 *D. annulatae* 传粉结构的扫描电镜观察结果显示，环纹榕传粉榕小蜂前足基节上的一排毛刷清晰可见，即该种传粉榕小蜂有采集和散布花粉用的花粉刷；在环纹榕传粉榕小蜂的中胸腹面上，没有发现用来装载和携带花粉的花粉筐，但很明显有一片毛区(图 1)。

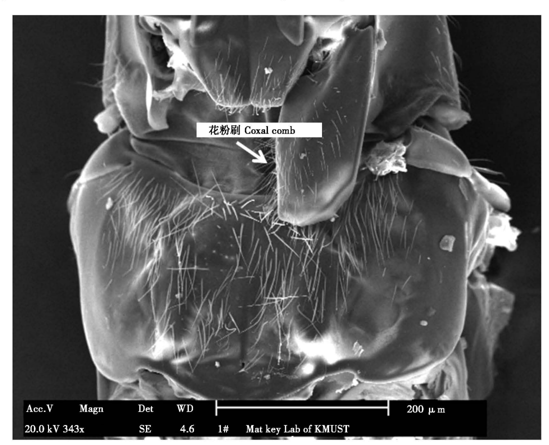


图 1　环纹榕传粉榕小蜂的传粉结构

Fig. 1　Pollination structure of *Deilagaon annulatae*

对环纹榕传粉榕小蜂采集花粉行为的观察发现：进入成虫期的传粉榕小蜂，雄蜂先羽化，离开发育生活的瘿花进入果腔；之后寻找还包被在瘿花里的雌蜂，在其瘿花壁上咬一个扁小的孔伸入交尾器与瘿花内的雌蜂交配；完成交配后的雌蜂扩大交配孔直至足够从瘿花内爬出；出来的雌蜂在果腔内爬行、活动，但没有主动寻找雄花和采集花粉的行为。

2.2 环纹榕传粉榕小蜂的活动规律

对环纹榕传粉榕小蜂的活动规律进行了观察，结果表明：环纹榕传粉榕小蜂只在夜间 20:00 至次日凌晨 6:00 期间离开榕果活动，其中 72% 的榕果内的小蜂集中在 21:00 – 23:00 期间出蜂（图 2）。这说明环纹榕的传粉榕小蜂是夜间离开榕果，开始飞行活动的。

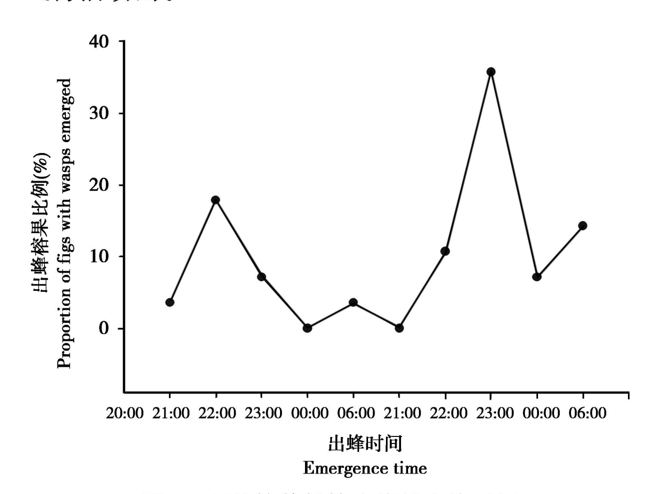


图 2 环纹榕传粉榕小蜂的出蜂时间
Fig. 2 Emergence time of *Deilagaon annulatae*

2.3 环纹榕榕果内自然繁殖种子及传粉榕小蜂统计

环纹榕雌雄同株，单果内着生有雌花和雄花，雄花散生在雌花中间，平均每果内有雌花 1 106.32 ± 26.69 朵和雄花 331.93 ± 9.43 朵，其花药胚珠比为 0.305 ± 0.01（平均值 Mean ± *SD*，n = 28）。

当环纹榕的榕果发育到雄花期时，其果直径为 29.17 ± 2.27 mm（n = 26），轴长为 32.22 ± 2.32 mm（n = 26）。在 28 个抽样榕果中，传粉榕小蜂有 6 041 头，占雌花总量的 89.97%；非传粉小蜂只出现在其中的 9 个榕果内，共有 170 头，占雌花资源的 2.5%；其中 2 个榕果内没有发现种子，其余 26 个果内种子数量有 503 粒，占据 4.79% 的雌花资源。在单个榕果内，平均繁殖 274.59 ± 21.22 头传粉榕小蜂，18.89 ± 4.86 头非传粉小蜂，以及 16.77 ± 2.92 粒种子。因此，在一个榕果内 18.9% ± 2.4% 的雌花用来繁殖传粉榕小蜂，约 2% 的雌花受精发育成种子。由此可见，在环纹榕及其传粉榕小蜂互惠系统中，传粉榕小蜂的繁殖处于主导地位。

2.4 进入环纹榕果内繁殖的小蜂种类和数量

当环纹榕的果发育到果径 19.08 ± 1.15 mm（n = 7）、轴长 26.59 ± 1.45 mm（n = 7）大小时，榕果发育进入雌花期，此时苞片通道松动，开放的雌花释放出专一性的化合物吸引传粉榕小蜂前来访果。环纹榕传粉榕小蜂 *D. annulatae* 和一种金小蜂 *Lipothymus* sp. 被雌花期果吸引，两种蜂均能通过苞片口通道钻入果腔内。在统计的 94 个榕果中，21.28% 的榕果果内只进入传粉榕小蜂 *D. annulatae*，被金小蜂 *Lipothymus* sp. 单独寄生的榕果占到 51.06%，在 27.66% 的榕果果内同时进入了 2 种小蜂。在单个榕果内，传粉榕小蜂 *D. annulatae* 的进蜂量在 0 ~ 3 头蜂之间，平均 0.61 ± 0.07 头（n = 94），金小蜂 *Lipothymus* sp. 的进蜂量在 0 ~ 8 头之间，平均 1.60 ± 0.15 头（n = 94），传粉榕小蜂和金小蜂的进蜂量有显著差异（Mann-whitney *U* test，*U* = 2 449.50，*P* < 0.0001）。

3 讨论

3.1 环纹榕传粉榕小蜂的传粉模式

研究表明，环纹榕传粉榕小蜂的传粉模式为被动传粉。Kjellberg 等（2001）提出花药胚珠比小于 0.16 的榕树属于榕小蜂主动传粉的种类，花药胚珠比大于 0.21 的种类属于榕小蜂被动传粉的类型，而环纹榕的花药胚珠为 0.305，远远大于判断标准 0.21，而且成熟的花粉囊自然破裂，散出花粉，当传粉榕小蜂在果腔中爬行时，很容易粘附上花粉，这种现象也属于被动传粉的榕树所具有的特性。其次，环纹榕传粉榕小蜂的传粉结构花粉筐已经完全消失，这种无花粉筐的种类仅发现于被动传粉的榕小蜂中；虽然环纹榕传粉榕小蜂存在花粉刷，但毛稀疏、排列不规则，与其他主动传粉的榕小蜂种类比较，其花粉刷结构呈退化趋势（Peng *et al.*，2008）。最后，环纹榕传粉榕小蜂已丧失主动采粉的行为也是其被动传粉的一个特征。

3.2 环纹榕传粉榕小蜂的活动规律

Compton 等（1991）通过研究以榕树 *Ficus sycomorus* 为寄主的两种传粉小蜂 *Ceratosolen arabicus* 与 *Ceratosolen galili* 研究发现，在夜间活动

的 *C. arabicus* 有特殊的黄色体色，而白天活动的 *C. galili* 的体色是黑色，认为不同的虫体颜色是其活动时间不同的一个表现。而环纹榕传粉榕小蜂是在西双版纳热带地区已收集到自然分布着的唯一体色为黄色的传粉榕小蜂，观察环纹榕传粉榕小蜂出蜂时间的试验结果表明环纹榕传粉榕小蜂集中夜间出蜂，与前人的研究结果吻合，并且认为这种体色上的变化是榕小蜂对特定环境适应的结果。榕小蜂的寿命长短在不同的环境条件下有很大的差异，温度和湿度作为环境的两个指标尤其重要，有研究表明较高的湿度有利于延长榕小蜂的寿命（Dunn *et al.*，2008）。例如对大果榕小蜂的研究表明：温度 20～24℃，相对湿度 85%～93% 是其活动的最佳温湿度；温度高于 29℃、湿度低于 58% 均不利于该小蜂出行活动（彭艳琼等，2003）。所以相对于白天的高温和低湿，具有相对较低温度和较高湿度的夜间似乎更有利于小蜂的活动，而小蜂的寿命增加了，就允许有更多时间寻找处于雌花期的榕果和进入榕果内产卵及为榕树授粉，这对维持榕-蜂互惠系统的稳定起到了积极的作用。但是夜间活动的榕小蜂相对于白天活动的榕小蜂对环境具有更高的要求，也是其适应性的一个表现，这间接限制了寄主榕树的分布（Warren *et al.*，2010）。

3.3　进入环纹榕果内繁殖的小蜂种类和数量

雌花期的环纹榕果内共发现两种小蜂，分别为环纹榕传粉榕小蜂 *D. annulatae* 和金小蜂 *Lipothymus* sp.，金小蜂 *Lipothymus* sp. 是除了环纹榕传粉榕小蜂 *D. annulatae* 外唯一进入环纹榕榕果产卵的非传粉小蜂，并且金小蜂在进蜂数量上显著高于环纹榕传粉榕小蜂。一般认为非传粉小蜂占用榕树的雌花资源，对榕-蜂互惠系统产生负面影响（West and Herre，1994），但在被动传粉的榕-蜂互惠系统中，有研究发现进果产卵繁殖的非传粉小蜂可以起到与传粉榕小蜂相同的被动传粉作用，有利于榕树的繁殖，故而对榕-蜂互惠系统产生一定的积极作用。本课题组前期在钝叶榕 *F. curtipes* 上的研究发现，钝叶榕除了依赖钝叶榕传粉榕小蜂 *Eupristina* sp. 传粉外，另外两种进入果内的杨氏榕树金小蜂 *D. yangi* 和金小蜂 *Lipothymus* sp. 也能有效地为钝叶榕传粉（Zhang *et al.*，2008），其原因在于花粉无意粘附在进入榕果产卵的金小蜂体壁上。进一步的研究还发现：只有在被动传粉的榕树上，它们才能为寄主有效地传粉（张凤萍等，2009）。本研究中的环纹榕属被动传粉的类型，而金小蜂 *Lipothymus* sp. 也在雌花期进入环纹榕果内产卵繁殖后代，因此，推测金小蜂 *Lipothymus* sp. 可能是环纹榕的有效传粉者，有待于进一步开展控制试验进行验证。

环纹榕单果繁殖种子数量仅有 16.77 ± 2.92 粒，而所繁殖的传粉榕小蜂后代数量为 274.59 ± 21.2 头，是种子繁殖量的 16 倍，这种种子数量显著少于传粉榕小蜂后代数量的现象在榕-蜂互惠系统中极少发生（Herre，1989；Ma *et al.*，2009）。说明环纹榕传粉榕小蜂的传粉效率非常低，我们推测导致这种现象产生可能与以下 3 方面因素有关：1）环纹榕雌花期持续时间较短，或在雌花期不同阶段雌花接受花粉能力过早丧失。已知较长的雌花期持续时间对维持榕-蜂互惠系统的稳定有重要意义（Khadari *et al.*，1995），而相对于榕树的雌花期持续时间，传粉榕小蜂的寿命长短也对榕-蜂互惠系统中两种类群的繁殖起到至关重要的作用，而本研究验证了环纹榕传粉榕小蜂的出蜂时间是在夜间，这就意味着其对环境有较高的要求，而较低的适应性会导致较短的寿命。2）前人认为只有榕树在榕-蜂互惠系统中处于主导地位才能维持二者协同进化关系的稳定（尧金燕等，2004；Ma *et al.*，2009）。而在环纹榕-蜂互惠系统中，单果繁殖的榕小蜂数量显著多于种子数量，这更多地体现了榕小蜂的繁殖利益而非榕树，出现了罕见的榕小蜂占主导地位的榕-蜂互惠系统。3）综合环纹榕传粉榕小蜂没有花粉筐和欠发达的花粉刷，以及丧失了的主动采粉行为等特征，推测环纹榕及其传粉榕小蜂系统的传粉模式可能由主动传粉向被动传粉模式方向演化，最终，不再发挥作用的花粉刷也将逐渐退化，甚至消失。我们的研究结果也完善了前人的研究结论（Kjellberg *et al.*，2001），花粉刷的有无只是判断榕小蜂主动传粉还是被动传粉的重要依据之一，应该综合寄主榕树的传粉特征及传粉榕小蜂的传粉结构、传粉行为，才能准确决定一个榕-蜂系统的传粉模式。

参考文献（References）

Chang SS, Wu CY, Cao ZY, 1998. Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 23(1). Angiospermae, Dicotyledoneae, Moraceae. Science Press, Beijing. 104 – 106. [张秀实，吴征镒，曹子余，1998. 中国植物志，第 23 卷第 1 分册，被子植物门，双子叶植物纲，桑科. 北京：科学出版社. 104 – 106]

Compton SG, Ball AD, Collinson ME, Hayes P, Rasnitsyn AP, Ross AJ, 2010. Ancient fig wasps indicate at least 34 Myr of stasis in

their mutualism with fig tree. *Biol. Lett.*, 6: 838 – 842.

Compton SG, Holton KC, Rashbrook VK, van Noort S, Vincent L, Ware AB, 1991. Studies of *Ceratosolen galili*, a non-pollinating agaonid fig wasp. *Biotropica*, 23: 188 – 194.

Dunn DW, Yu DW, Ridley J, Cook JM, 2008. Longevity, early emergence and body size in a pollinating fig wasp – implications for stability in a fig-pollinator mutualism. *J. Anim. Ecol.*, 77: 927 – 935.

Galil J, Meiri L, 1981. Number and structure of anthers in fig syconia in relation to behaviour of the pollen vectors. *New Phytol.*, 88: 83 – 87.

Herre EA, 1989. Coevolution of reproductive characteristics in 12 species of New World figs and their pollinator wasps. *Experientia*, 45: 637 – 647.

Khadari B, Gibernau M, Anstett MC, Kjellberg F, Hossaert-McKey M, 1995. When figs wait for pollinators: the length of fig receptivity. *Am. J. Bot.*, 82: 992 – 999.

Kjellberg F, Jousselin E, Bronstein JL, Patel A, Yokoyama J, Rasplus JY, 2001. Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 268: 1113 – 1121.

Ma WJ, Peng YQ, Yang DR, Guan JM, 2009. Coevolution of reproductive characteristics in three dioecious fig species and their pollinator wasps. *Symbiosis*, 49: 87 – 94.

Peng YQ, Duan ZB, Yang DR, Rasplus JY, 2008. Co-occurrence of two *Eupristina* species on *Ficus altissima* in Xishuangbanna, SW China. *Symbiosis*, 45: 9 – 14.

Peng YQ, Yang DR, Zhou F, Zhang GM, Song QS, 2003. Pollination biology of *Ficus auriculata* Lour. in tropical rainforest of Xishuangbanna. *Acta Phytoecologica Sinica*, 27(1): 111 – 117. [彭艳琼, 杨大荣, 周芳, 张光明, 宋启示, 2003. 木瓜榕传粉生物学. 植物生态学报, 27(1): 111 – 117]

Rønsted N, Weiblen GD, Cook JM, Salamin N, Machado CA, Savolainen V, 2005. 60 million years of co-divergence in the fig-wasp symbiosis. *Proc. Biol. Sci.*, 272: 2593 – 2599.

Shanahan M, So S, Compton SG, Corlett RT, 2001. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. *Biol. Rev.*, 76: 529 – 572.

Verkerke W, 1989. Structure and function of the fig. *Experientia*, 45: 612 – 622.

Warren M, Robertson MP, Greeff JM, 2010. A comparative approach to understanding factors limiting abundance patterns and distributions in a fig tree-fig wasp mutualism. *Ecography*, 33: 148 – 158.

West SA, Herre EH, 1994. The ecology of the New World fig-parasitizing wasps *Idarnes* and implications for the evolution of the fig-pollinator mutualism. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 258: 67 – 72.

Xu ZF, 1994. The key *Ficus* plants of tropical rainforest in the southern of Yunnan. *Chinese Biodiversity*, 2(1): 21 – 23. [许再富, 1994. 榕树——滇南热带雨林生态系统中的一类关键植物. 生物多样性, 2(1): 21 – 23]

Yao JY, Zhao NX, Fang WK, Chen YZ, Deng Y, Jia XC, Yu H, 2004. Conflicts and resource allocation in the coevolved mutualism of figs and fig wasps. *Acta Botanica Yunnanica*, 26(5): 507 – 512. [尧金燕, 赵南先, 方位宽, 陈贻竹, 邓源, 贾效成, 于慧, 2004. 榕树与其共生小蜂的利益冲突及资源分配. 云南植物研究, 26(5): 507 – 512]

Zhang FP, Peng YQ, Guan JM, Yang DR, 2008. A species of fig tree and three unrelated fig wasp pollinators. *Evol. Ecol. Res.*, 10: 611 – 620.

Zhang FP, Peng YQ, Yang DR, 2009. The comparison of three fig wasp pollinators and their pollination efficiency on *Ficus curtipes*. *Acta Ecologica Sinica*, 29(10): 5252 – 5257. [张凤萍, 彭艳琼, 杨大荣, 2009. 比较钝叶榕的三种传粉者及其传粉效率. 生态学报, 29(10): 5252 – 5257]

（责任编辑：袁德成）